第40卷 第2期
2023年2月

干 旱 区 研 究
ARID ZONE RESEARCH

Vol. 40 No. 2
Feb. 2023

干旱胁迫对疏叶骆驼刺幼苗生长和生理的影响

徐梦琦[1,2,3,4]， 高艳菊[1,2,3,4]， 张志浩[1,2,3]， 黄彩变[1,2,3]， 曾凡江[1,2,3,4]

（1. 中国科学院新疆生态与地理研究所，新疆荒漠植物根系生态与植被修复重点实验室，新疆 乌鲁木齐 830011； 2. 中国科学院新疆生态与地理研究所，荒漠与绿洲生态国家重点实验室，新疆 乌鲁木齐 830011； 3. 新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站，新疆 策勒 848300； 4. 中国科学院大学，北京 100049）

摘 要： 叶片和根系能通过形态、生理和生物量累积的变化响应干旱胁迫。以策勒绿洲-沙漠过渡带的优势植物疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia* Shap.)为研究对象，通过盆栽试验模拟3种水分条件（充分灌溉CK：土壤含水量占最大田间持水量的70%~75%；轻度胁迫W_1：田间持水量的50%~55%；重度胁迫W_2：田间持水量的25%~30%），分析一年生骆驼刺幼苗叶片和根系生长、生理的变化特征，揭示骆驼刺对干旱胁迫的适应策略。结果表明：（1）干旱显著抑制骆驼刺地上和地下各器官生长，主要表现为：叶面积、根长、根表面积、根组织密度以及叶和根的可溶性糖含量显著减小（P<0.05）；叶组织密度、叶干物质含量、比根长以及叶和根的脯氨酸、丙二醛含量增大。（2）生长前期，各处理地上生物量均占比较大（CK、W_1、W_2下根冠比分别为0.43±0.14、0.59±0.1、0.83±0.83）；而生长后期各处理地下生物量占比较大，其中重度胁迫下根冠比最大（3.12±0.32），表明骆驼刺在生长后期增强了地下部分的资源投入，且这种资源分配特征在重度干旱胁迫下更明显。（3）Pearson相关性分析表明，骆驼刺叶形态与根生理相关的核心性状存在显著的权衡关系（P<0.05），同时叶与根在生理代谢上能够协同变化。初步说明，骆驼刺幼苗在干旱下表现出干物质储存和防御能力高、水分消耗低的适应特征，能够协调叶片和根系的资源分配关系，随胁迫时间的增加逐步形成缓慢投资、保守生长的策略。该结果为该区域荒漠植被恢复和管理提供参考。

关键词： 疏叶骆驼刺； 干旱胁迫； 形态性状； 生物量； 叶和根； 适应策略

干旱是限制植物生长发育和影响生态系统功能的重要环境胁迫之一，不仅影响植物各器官的生物量累积和分配，也能调节其形态、生理等性状，继而影响到种群结构和生态系统功能[1-3]。荒漠植物在长期进化过程中对干旱胁迫已表现出具有较强的可塑性和生态适应性。叶片和根系是快速感知干旱胁迫的敏感器官，其功能性状变化被认为是反映植物生存与环境变化间的纽带[4-5]。植物生长发育依赖于叶片光合的同化作用和根系吸收作用，因此叶片和根系也是揭示植物对干旱适应策略的关键器官[6]。因此，探讨水分胁迫对极端干旱区荒漠植物叶片和根系性状的影响和协同变化规律，对阐明荒漠植物应对水分胁迫的适应策略有重要意义[7-8]。

干旱胁迫会导致荒漠植物叶面积减小，叶片气孔关闭、光合速率降低来减少水分散失[9]，同时增大叶厚度与根长，积累脯氨酸、可溶性糖、丙二醛等功能性状来增强其抗旱性[4,8-10]。而干旱会造成植物体内活性氧的累积，影响其生理代谢功能[11]。干旱条件下植物地上与地下的生理生态过程不是独立存在的，而是密切关联的。在内蒙古草原对植物性状间关系的研究发现，地上与地下器官能够协同变化以适应外界环境改变[12]。但是叶片和根系的功能性状以及二者之间的耦合关系也与不同程度的环境胁迫程度及生长时期有关[13]。目前，极端干旱区植物水分适应策略的研究主要集中在叶片[14-16]，而对荒漠植物根系性状及其与叶片的协同变化方面的关注较少。

骆驼刺是多年生豆科草本植物，也是典型的荒漠深根植物，广泛分布于塔克拉玛干沙漠南缘（简称“塔南”）[17]，在该区域的风沙治理和生态修复中

收稿日期： 2022-07-27； **修订日期：** 2022-10-06
基金项目： 国家基金委-新疆联合基金培育项目（U1903102）；国家自然科学基金面上项目（41977050）
作者简介： 徐梦琦（1997-），女，硕士研究生，主要从事荒漠植物生理生态研究. E-mail: 17799381976@163.com
通讯作者： 曾凡江. E-mail: zengfj@ms.xjb.ac.cn

发挥着重要作用[18]。众多学者已围绕多年生骆驼刺的形态结构、生理特征、根系分布、抗旱抗盐碱能力等方面开展了系统研究[19-20]，但是对于骆驼刺幼苗在干旱胁迫下地上和地下器官功能性状及其关联性研究还相对较少。本研究通过人工控制的盆栽试验来模拟干旱胁迫，设置充分灌溉、轻度胁迫、重度胁迫3个水分处理，在不同生长时期测定骆驼刺幼苗叶片和根系的干物质含量、形态特征、渗透调节物质和过氧化产物含量，分析不同水分条件下叶片和根系功能性状的变化与生理响应，以期探讨骆驼刺幼苗的水分适应策略，旨在为策勒绿洲-沙漠过渡带的植被恢复与重建提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本试验在中国科学院策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站(80°03′E~82°10′E, 35°17′N ~ 39°30′N)进行。研究区地处塔克拉玛干沙漠南缘策勒绿洲-沙漠过渡带，属典型的大陆性干旱气候，平均海拔1360 m，多年平均降雨量仅35.1 mm，平均蒸发量高达2600 mm[17]。该地区风沙较大，年均8级以上大风天数达40 d，沙尘暴天气年均30 d[21]。土壤以风沙土为主，持水力差。绿洲内植物主要依赖于夏季洪水和地下水得以生存。由于风沙活动频繁，夏季高温，该区域环境条件恶劣，植被稀疏，覆盖度仅有15%。该区域的优势植物以多年生草本植物骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)为主，并伴生有花花柴(*Karelinia caspica*)，还有少量的多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)和胡杨(*Populus euphratica*)等。

1.2 试验设计

2021年4月18日进行盆栽种植。试验选用聚乙烯螺纹管(直径30 cm，高度60 cm)作为盆栽容器，底部封闭。所用土壤取自策勒绿洲外围荒漠区0~30 cm土层的混合土壤。土壤pH为8.47，有机质含量为3.31 g·kg^{-1}，全氮、全磷和全钾含量分别为0.22 g·kg^{-1}、0.62 g·kg^{-1}和16.27 g·kg^{-1}。每桶装土50 kg，充分浇水后播种。播前种子用温水浸泡12 h，每盆播种6粒种子，播种深度为3 cm。在幼苗生长稳定前进行统一管理，保持土壤湿润。待幼苗长至3~4片叶时按照长势一致的原则进行剔苗，每桶留苗1株。

前期研究发现，骆驼刺幼苗存活的土壤含水量阈值为6%[22-23]，研究区域土壤最大田间持水量为18%。据此共设定3个水分梯度：(1) 充分灌溉(CK)：土壤含水量为最大田间持水量的70%~75%；(2) 轻度干旱胁迫(W_1)：土壤含水量为最大田间持水量的50%~55%；(3) 重度干旱胁迫(W_2)：土壤含水量为最大田间持水量的30%~35%。于2021年6月18日开始按照3个水分梯度进行水分处理，每个处理6个重复。整个生长季内每间隔3 d采用TDR300土壤水分测定仪(soil moisture equipment，Santa Barbara，CA，USA)测量各处理的土壤含水量，计算水分损耗并进行补灌，补灌后使各处理盆栽土壤含水量分别达到各自设定值范围，补水时间固定为北京时间19:00。

1.3 样品采集与测定

1.3.1 样品采集 分别于2021年7月18日(处理30 d，生长前期)和9月18日(处理90 d，生长后期)进行样品采集，每次各处理采集3个重复。每个重复随机采集10片完整成熟叶片带回实验室称重后，用于叶片形态指标测定；另采集5 g新鲜成熟叶片于−20 ℃冷冻保存，用于测定叶片生理指标，将地上部分剩余样品的叶、茎和刺分离，称重后于75 ℃烘干称重。根系用0.15 mm筛网冲洗取出，用扫描仪进行根系扫描后，截取5 g新鲜根系于−20 ℃冷冻保存用于测定根系生理性状，剩余根系烘干称重。

1.3.2 形态指标及生物量测定 采集的10片叶用精度为0.01 g的天平称重获得叶鲜重。叶片叠加，用精度为0.01 mm的电子游标卡尺测量叶前端、中端、尾端3个点的叶厚度(LT)，取平均值，测量时避开主脉位置。用扫描仪对叶片进行扫描，利用Image J软件分析图像获得叶面积(LA)，将扫描后的叶片放入75 ℃烘箱烘至恒重获得叶干重。根据公式得到：比叶面积(SLA)=叶面积/叶干重、叶组织密度(LTD)=叶干重/(叶面积×叶厚度)、叶干物质含量(LDMC)=叶干重/叶鲜重。

根系采用扫描仪进行扫描后，用WinRHIZO Pro根系分析系统对图像进行分析获得根长(RL)、根表面积(RSA)、根体积(RV)。分离5 g新鲜根系后，剩余根系烘干至恒重，用电子天平(精度为0.01 g)称得干重。根据公式得到：比根长(SRL)=根长/根干重、根组织密度(RTD)=根干重/根体积、根冠比(R/S)=地下生物量/地上生物量。

1.3.3 生理指标测定 骆驼刺叶片和根系的脯氨酸、可溶性糖、丙二醛的测定参照李合生[24]的方法：

脯氨酸(Pro)含量测定采用酸性茚三酮比色法,可溶性糖(SS)含量采用蒽酮比色法测定,丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法测定。

1.4 数据处理

数据统计分析用SPSS 16.0进行。用单因素方差分析(one-way ANOVA)分别对不同水分处理下骆驼刺叶片和根系的生物量、形态性状和生理参数进行分析(95%置信区间),多重比较采用Duncan检验法;利用Perason相关系数分析各性状间的相关性;利用Origin 2018和GraphPad Prism 8.0.1绘图。数值均为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对骆驼刺幼苗生物量的影响

干旱胁迫对骆驼刺幼苗的生物量累积有显著影响(P<0.05),各部分生物量在2个时期均呈现出:CK>W_1>W_2的变化趋势,且CK处理显著高于其他处理(表1)。在生长前期,骆驼刺的地上与地下生物量在W_1下较CK减少了48.90%、27.46%;在W_2下较CK减少了74.08%、45.91%;地上生物量>地下生物量。而生长后期,尽管各部分生物量也随水分减少显著降低,但地下生物量>地上生物量。根冠比在前期和后期均随水分减少显著增加(P<0.05)。表明干旱胁迫虽抑制骆驼刺幼苗整体的生长,但其地下生长能力在干旱胁迫下有所增强。

2.2 干旱胁迫对骆驼刺幼苗叶和根形态性状的影响

干旱胁迫对骆驼刺幼苗的叶面积、叶组织密度、叶片干物质含量的影响因生长时期而异(P<0.05,图1)。在生长前期,与CK处理相比,叶面积在W_1和W_2处理下显著减小(P<0.05),而比叶面积、叶组织密度和叶干物质含量则受干旱胁迫影响不明显。在生长后期,叶面积在W_2处理下显著下降(P<0.05),叶组织密度和叶干物质含量随干旱胁迫程度的增强而增加,在W_2处理下显著高于其他处理,比叶面积在各处理间无明显差异。

不同水分处理下骆驼刺幼苗根系形态特征也发生了显著变化(P<0.05,图2),且在不同时段呈现出不同的变化规律。在生长前期,根长和表面积在W_1和W_2处理下显著下降(P<0.05);比根长的变化趋势为:W_2>CK>W_1,仅W_2与W_1处理间存在显著差异(P<0.05);根组织密度的变化趋势与比根长相反,表现为:W_1>CK>W_2,W_1处理显著高于CK和W_2处理(P<0.05)。在生长后期,骆驼刺幼苗根长在W_1处理下值最小,且显著低于CK处理(P<0.05)。干旱胁迫使骆驼刺根表面积显著减小(P<0.05),比根长在W_1处理下无明显变化,W_2处理下显著增加(P<0.05),根组织密度则不受水分变化的影响。

2.3 干旱胁迫下骆驼刺幼苗叶和根的渗透调节物质及丙二醛(MDA)的变化

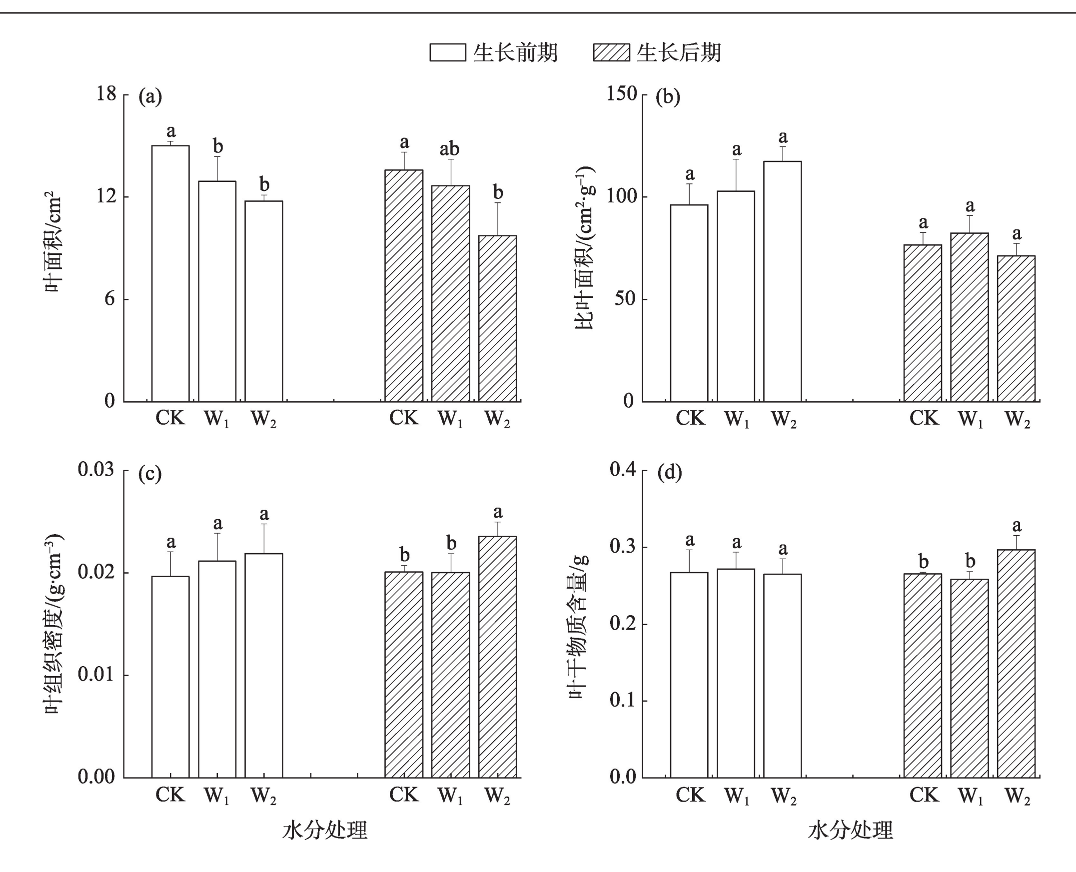
干旱胁迫显著增加了骆驼刺幼苗叶片的脯氨酸和丙二醛含量(P<0.05,图3)。在生长前期,W_2处理下骆驼刺幼苗叶片的脯氨酸含量显著大于CK与W_1处理(P<0.05),比CK与W_1分别高出341.72%与228.57%;丙二醛也在W_2处理下显著高于CK处理(P<0.05),较CK增加了30.77%;不同处理下可溶性糖含量无显著变化。在生长后期,骆驼刺幼苗叶片的可溶性糖在W_1和W_2处理下显著降低(P<0.05),与CK处理相比分别减少了30.63%和23.20%;脯氨酸在W_2条件下显著增加(P<0.05),比CK和W_1处理分别高出135.29%和100.67%。分别对比各指标在不同时期间的变化发现,W_1处理下骆驼刺叶片的丙二醛含量在生长后期有所降低;W_2处理下脯氨酸和

表1　干旱胁迫下骆驼刺的生物量累积

Tab. 1　Biomass allocation of *A. sparsifolia* under drought stress

生长时期	水分处理	叶生物量	地上生物量	地下生物量	根冠比
生长前期	CK	8.34±1.31a	17.71±3.81a	7.21±1.23a	0.43±0.14b
	W_1	4.23±0.76b	9.05±1.41b	5.23±0.13ab	0.59±0.10ab
	W_2	1.57±0.01c	4.59±0.88b	3.90±1.63b	0.83±0.24a
生长后期	CK	4.30±1.16a	10.45±2.62a	24.74±8.24a	2.33±0.32b
	W_1	2.70±0.15b	6.65±0.69b	15.82±1.12a	2.39±0.12b
	W_2	0.67±0.30c	1.76±0.43c	5.44±0.99b	3.12±0.32a

注:同列不同小写字母表示同一时期单一指标在不同水分处理间的差异显著(P<0.05)。



注:不同小写字母表示同一时期单一指标在不同水分处理间的差异显著(P<0.05)。下同。

图1 干旱胁迫下骆驼刺叶片形态性状的变化特征

Fig. 1 Changes of leaves morphological traits of *A. sparsifolia* under drought stress

丙二醛含量均在生长后期有所降低。

干旱胁迫后骆驼刺幼苗根系渗透调节物质和丙二醛含量在不同生长时期变化也不同(图4)。在生长前期,根系可溶性糖和脯氨酸含量的变化规律与骆驼刺叶片相同,不同处理间的可溶性糖含量无显著差异;脯氨酸随胁迫程度加剧而显著增加,但CK与W_1处理差异不明显。丙二醛在W_1处理下值最小,且显著低于CK处理。在生长后期,不同处理间骆驼刺幼苗根系脯氨酸含量无显著差异;丙二醛含量随干旱胁迫增强而逐渐增大,在W_2处理下显著高于CK与W_1处理。可溶性糖含量的变化趋势为CK>W_2>W_1,各处理间差异显著(P<0.05)。

2.4 骆驼刺幼苗叶和根性状间的关联关系

骆驼刺幼苗叶片和根系形态性状间Pearson相关性分析表明,根系性状间及叶与根系性状间存在较强的耦合关系,而叶片性状间耦合关系相对较弱(图5)。叶-叶性状间耦合关系主要表现为:叶组织密度与叶脯氨酸含量呈显著正相关(P<0.05),与叶干物质含量呈极显著正相关(P<0.05);比叶面积与叶MDA含量呈极显著正相关(P<0.01),与干物质含量呈显著负相关(P<0.05),与叶可溶性糖含量呈极显著负相关(P<0.01);叶面积与叶脯氨酸呈极显著负相关(P<0.01)。根形态与生理性状间耦合关系较强,渗透调节物质与根长、比根长、根表面积间均呈现出显著相关性。而根形态间耦合关系主要集中在根长、比根长和根表面积之间,根组织密度与各性状不相关。根生理性状与叶形态、叶MDA含量间存在较强的权衡关系,而根生理与叶可溶性糖含量间存在显著协同关系。叶片与根系在渗透调节物质、过氧化产物MDA、比叶面积-比根长4对性状间存在性状平行关系,其余性状在叶和根之间无平行性。

3 讨 论

3.1 干旱胁迫对骆驼刺幼苗生长的影响

生物量的累积能够直接反映植物营养物质的分配关系和生理生态过程,是衡量植物生产力的重

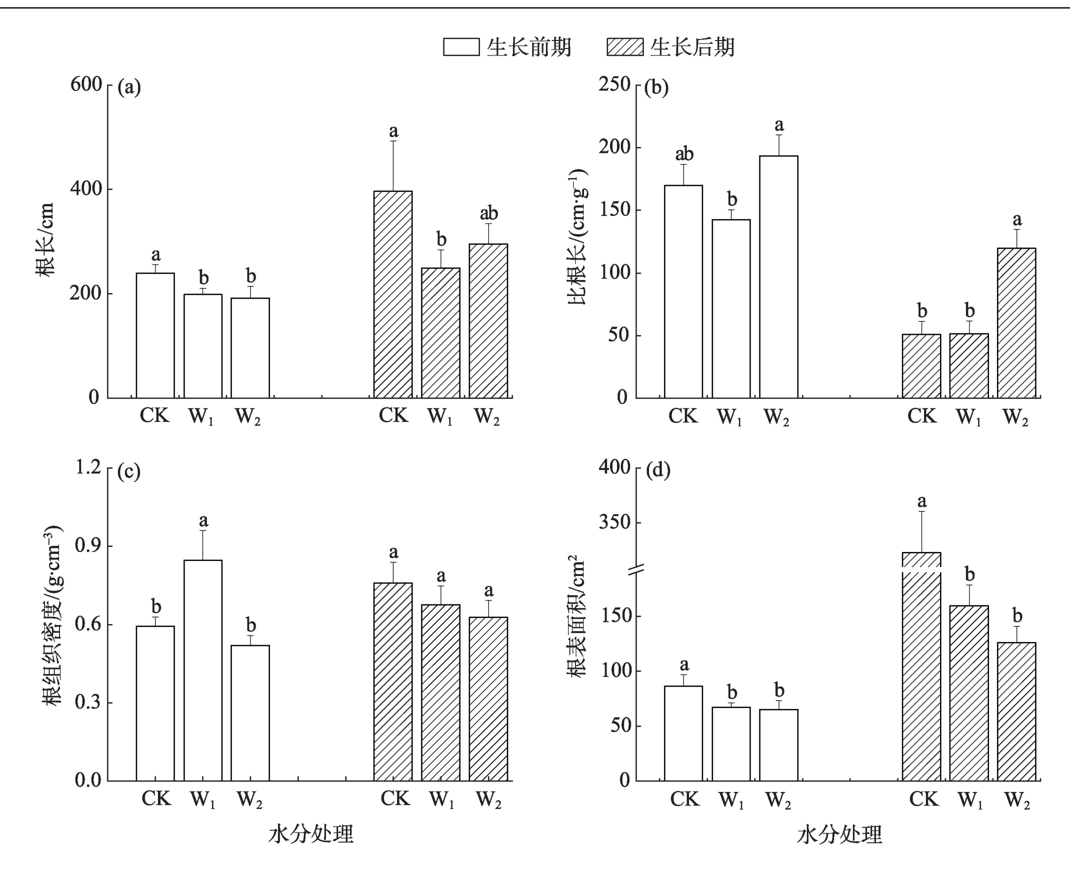


图2 干旱胁迫下骆驼刺幼苗根系形态性状的变化特征

Fig. 2 Changes of roots morphological traits of *A. sparsifolia* seedlings under drought stress

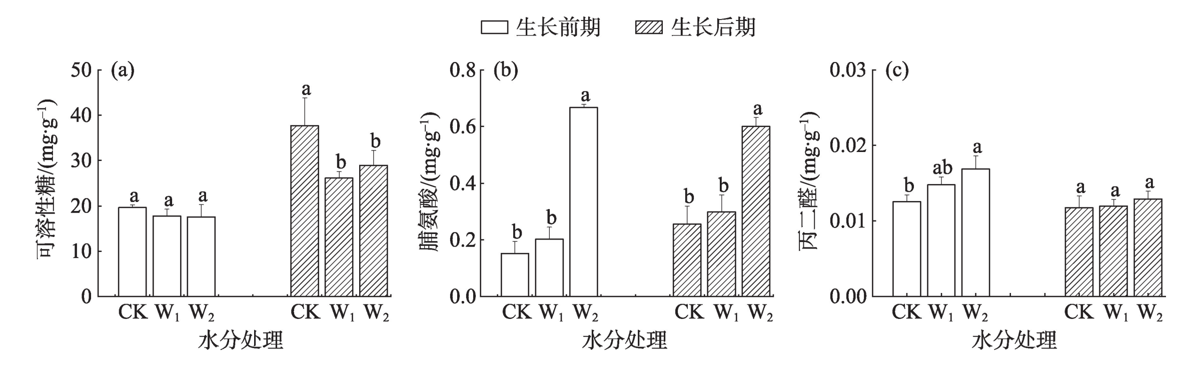


图3 干旱胁迫下骆驼刺叶片生理性状的变化

Fig. 3 Changes of leaf physiological traits of *A. sparsifolia* under drought stress

要指标之一[25],同时也是植物适应胁迫环境(如干旱)的重要策略之一[26]。生物量的分配表征植物生长发育中将同化的资源分配到各器官的过程,是植物生存权衡的结果[27]。大量研究发现,较低的土壤含水量会显著抑制植物干物质的形成,但可通过增加地下生物量的分配比例来增强自身的抗旱性[28-29]。与前人研究结果一致,在本研究中,骆驼刺幼苗各部位生物量均随干旱程度的增加而显著减少。这可能是因为干旱通过削弱地上的光合作用,从而导致整体干物质累积受限[30-31]。骆驼刺幼苗的地下生物量在生长后期时显著大于地上生物量,根冠比也在各时期均随水分胁迫增强而显著增加。因此,根冠比的增大提升了其对水分和养分获取的能力,同时地上生物量的减少也有效防止过多的水分散失,这种生物量分配策略与大多植物的抗旱策略一致[29, 32]。

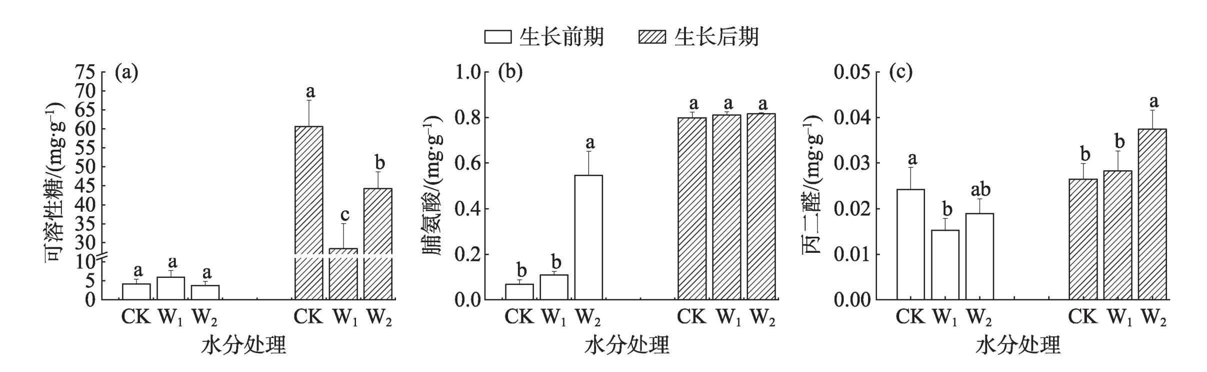
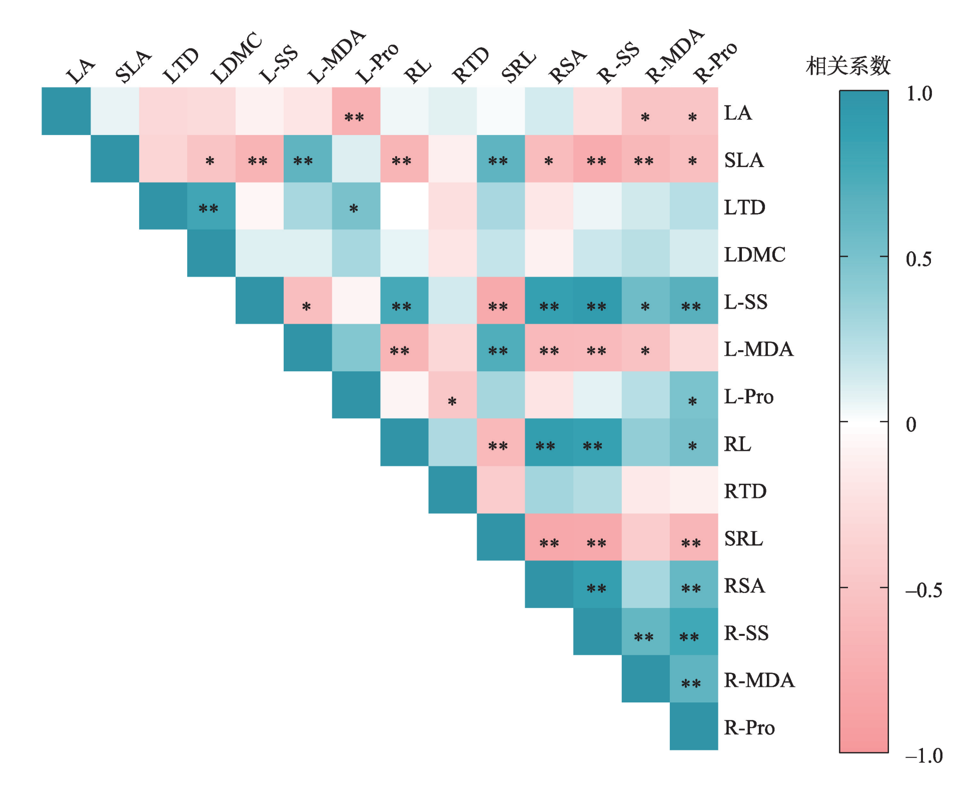


图4 干旱胁迫下骆驼刺根系生理性状的变化

Fig. 4 Changes of root physiological traits of *A. sparsifolia* under drought stress



注:LA表示叶面积;SLA表示比叶面积;LTD表示叶组织密度;LDMC表示叶干物质含量;L-SS表示叶可溶性糖;L-Pro表示叶脯氨酸;L-MDA表示叶MDA;RL表示根长;RTD表示根组织密度;SRL表示比根长;RSA表示根表面积;R-SS表示根可溶性糖;R-Pro表示根脯氨酸;R-MDA表示根MDA。蓝色表示指标间存在正相关;粉色表示指标间存在负相关;颜色由浅至深表示相关性逐渐增强。*表示$P<0.05$水平显著;**表示$P<0.01$水平显著。

图5 骆驼刺性状间相关关系

Fig. 5 The correlation between the characters of *A. sparsifolia*

叶片和根系是植物资源获取的主要器官,具有较强的可塑性,其功能性状直接反映了植物光合固碳、资源获取的能力,与植物的适应策略密切相关[14, 33]。干旱胁迫下,植物往往会通过控制叶片气孔的闭合,保持体内水分的平衡[34],并将更多的光合产物用于干物质的积累,维持细胞的正常运转[7]。本研究表明,骆驼刺幼苗在干旱胁迫下主要通过减小叶面积降低蒸腾失水,并在生长后期提高了叶组织密度和叶干物质含量,这可能加强了叶片的韧性和紧实程度,自身的防御力提高。该结果与其他植物适应干旱胁迫的策略一致[3, 7, 34]。在本研究中,尽管随干旱胁迫增强比叶面积变化并不显著,但生长后期时,比叶面积在一定程度上有所降低,这表明骆驼刺在生长后期地上资源获取能力有所减弱。

根系作为与土壤直接接触的资源器官,对土壤水分与养分的变化十分敏感。荒漠植物通常拥有庞大根系,便于在水分亏缺的条件下向下生长获取水分和养分[2, 23]。本研究发现,骆驼刺的根长、表面积、组织密度在干旱条件下均显著减小,而比根长显著增加。这表明较低的土壤水分显著限制骆驼刺根系生物量的累积,但可通过比根长和根组织密度提高加强了骆驼刺根系的资源获取能力,减缓干旱胁迫[35],骆驼刺在前期研究中也有类似发现[21]。

3.2 骆驼刺幼苗叶和根对干旱胁迫的渗透调节能力

植物能够通过改变自身渗透调节物质的变化、自由基的产生、细胞质膜功能的变化等多种生理过程形成对干旱的适应性[8, 36]。渗透调节是植物细胞通过渗透调节物质的累积降低渗透势,维持细胞膨压,保持吸水能力的一种适应干旱的方式[30, 37]。脯氨酸作为游离态的渗透调节物质能够有效防止植物细胞失水,平衡渗透压,可溶性糖与脯氨酸作用相似[38]。土壤水分较低时,植物体内脯氨酸和可溶性糖会大量积累以增强抗旱性[39-40]。本研究中,骆驼刺幼苗叶片和根系的脯氨酸在生长前期时均在重度干旱胁迫时最大,生长后期叶片脯氨酸依旧在重度干旱胁迫下显著高于对照和轻度胁迫,而根系脯氨酸含量在后期趋于平稳,这表明骆驼刺具有较强的抗氧化和防脱水能力[41],能通过累积脯氨酸提高根系吸水能力,以此增强渗透调节力,在叶片水势降低的同时维持细胞膨压。此外,骆驼刺幼苗叶片和根系的可溶性糖在前期并无变化,在后期均明显增加,但干旱胁迫后均低于对照。张美云等[42]研究发现,在一定程度的胁迫条件下,脯氨酸的累积会早于可溶性糖的累积,二者间存在相互补偿关系,这与笔者的研究结果一致。生长后期造成骆驼刺体内可溶性糖变化的原因可能是干旱环境使骆驼刺叶片减小了蒸腾耗水[43],且生长后期骆驼刺根冠比增大,主要以脯氨酸作为渗透调节物质增强抗逆性。

MDA是植物细胞过氧化产物,能够直接反映出细胞损伤程度和植物抗旱性[44],随着胁迫时间的延长,MDA含量也会在一定程度上增加[11]。本研究发现,生长前期骆驼刺幼苗叶片MDA随胁迫程度增加而逐渐提高,根系MDA则呈下降趋势;后期叶片MDA无显著变化,根系则显著增加。该结果反映出,在生长前期,干旱条件导致了骆驼刺叶片细胞出现损伤,而根系细胞过氧化水平相对稳定。随着土壤水分胁迫的持续,骆驼刺地上部分逐渐产生适应性;而胁迫引起的过氧化水平升高使根系细胞受到一定的损伤,这说明骆驼刺幼苗在面对不利环境时,在不同生长阶段的适应能力不同。

3.3 水分胁迫下骆驼刺幼苗的适应策略

植物地上与地下的生长、生理代谢过程密切相关,功能性状不是彼此独立,而是相互关联发挥作用[4]。植物能结合功能性状共同调节适应环境变化,并以此生成最佳的性状组合[11]。刘金环等[45]和Wilson等[46]认为,比叶面积与叶干物质含量是植物对资源利用和适应的最佳组合,叶干物质含量的增加和比叶面积的减小使叶片水分散失减弱。而Wright等[10]发现,植物能调控比叶面积和叶组织密度的权衡以适应环境变化。在本研究中,骆驼刺存在比叶面积与叶干物质含量、叶组织密度间的权衡,表明骆驼刺能有效维持叶片水分散失、干物质积累和防御力间的平衡。同时,骆驼刺叶片和根系分别在其形态与渗透物质间、MDA间存在耦合关系,这说明叶片和根系感应到胁迫后能调控其生长和生理代谢间的平衡以维持抗旱能力。骆驼刺的叶片和根系在渗透调节物质、过氧化产物以及比叶面积-比根长间存在平行关系,表明骆驼刺体内的生理代谢和资源获取过程具有较明显的整体性。与此同时,随着骆驼刺地下渗透调节能力和抗旱性的增强,地上叶片获取光资源和进行光合作用的能力相对减弱,反映了骆驼刺在叶形态与根生理相关的核心性状间存在权衡,这与赵广帅等[47]对羌塘高原降水梯度下植物地上与地下性状关系的研究结果一致。这也突出了地上与地下间的生长是密不可分的。根系作为首要感应土壤水分变化的器官,当骆驼刺根系感受到干旱胁迫时主动调控根系细胞内渗透物质的产生,并影响根系生长和资源获取情况,从其形态上适应胁迫[48-49];地上部也通过调控叶片减少水分散失和消耗,而影响叶片渗透物质含量的变化,骆驼刺体内碳同化产物在各器官间分配比例也发生变化,同时干旱引起骆驼刺体内MDA的累积破坏生物膜,也能够间接影响骆驼刺各器官生长发育。

干旱胁迫下骆驼刺叶片与根系性状的变化不一致,这也表明地上与地下所面对压力和环境不

同,而骆驼刺叶和根性状间具有更强的权衡关系。综合各性状的变化趋势,虽然受干旱的影响骆驼刺整体生长发育受限,但其投入在根系的资源高于叶片,通过调控根系生长增强水分和养分的获取以及防御力,并储存干物质和养分维持地上生长,地上部分也通过适当减弱水分损失,为地下生长提供有利条件,这种适应策略与骆驼刺在极端干旱环境下的自我保护和适应性密切相关。

4 结 论

本文研究了干旱胁迫对骆驼刺叶和根系形态、生理以及生物量累积的影响,得出以下结论:

(1)骆驼刺通过减小叶面积,提高叶组织密度和干物质含量来增强叶片紧实度,减弱叶片水分散失。

(2)干旱条件刺激骆驼刺叶片和根系的MDA累积,生物膜受损。

(3)干旱胁迫下骆驼刺的比根长以及根脯氨酸含量增加,提高了根系资源获取和渗透调节能力。

(4)生长后期骆驼刺幼苗根冠比显著增大,重度干旱条件下尤为显著。长期干旱胁迫使骆驼刺将更多干物质集中用于投资根系的资源获取和抗逆性防御构建,在干旱胁迫下整体表现出缓慢投资、保守生长的适应策略。

参考文献(References):

[1] Liu L B, Gudmundsson L, Hauser M, et al. Soil moisture dominates dryness stress on ecosystem production globally[J]. Nature Communications, 2020, 11(1): 4892.

[2] 孙百生, 钱金平, 赵欢蕊. 西北典型荒漠植物红砂生物量及根系形态特征对降水格局的响应[J]. 生态环境学报, 2018, 27(11): 1993-1999. [Sun Baisheng, Qian Jinping, Zhao Huanrui. Response of biomass and root morphology of desert plants *Corispermum candelabrum* to precipitation change in northwest China[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2018, 27(11): 1993-1999.]

[3] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展[J]. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339. [Liu Xiaojuan, Ma Keping. Plant functional traits-concepts, applications and future directions[J]. Scientia Sinica Vitae, 2015, 45(4): 325-339.]

[4] 施宇, 温仲明, 龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化[J]. 生态学报, 2011, 31(22): 6805-6814. [Shi Yu, Wen Zhongming, Gong Shihui. Comparisons of relationships between leaf and fine root traits in hilly area of the Loess Plateau, Yanhe River basin, Shaanxi Province, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(22): 6805-6814.]

[5] Eviner V T, Chapin III F S. Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes [J]. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 2003, 13 (34): 455-485.

[6] 郑旭, 杨志鑫, 郝东梅, 等. 盐碱地食叶草细根对干旱复水后的响应[J]. 干旱区研究, 2022, 39(1): 240-249. [Zheng Xu, Yang Zhixin, Hao Dongmei, et al. Response of *Rumex hanus* by. roots to drought after rehydration[J]. Arid Zone Research, 2022, 39(1): 240-249.]

[7] 魏圆慧, 梁文召, 韩路, 等. 胡杨叶功能性状特征及其对地下水埋深的响应[J]. 生态学报, 2021, 41(13): 5368-5376. [Wei Yuanhui, Liang Wenzhao, Han Lu, et al. Leaf functional traits of *Populus euphratica* and its response to groundwater depths in Tarim extremely arid area[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(13): 5368-5376.]

[8] 张翠梅, 师尚礼, 吴芳. 干旱胁迫对不同抗旱性苜蓿品种根系生长及生理特性影响[J]. 中国农业科学, 2018, 51(5): 868-882. [Zhang Cuimei, Shi Shangli, Wu Fang. Effects of drought stress on root and physiological responses of different drought-tolerant alfalfa varieties[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2018, 51(5): 868-882.]

[9] 尚佳州, 赵瑜琦, 王卫锋, 等. 干旱对碧玉杨幼苗水氮利用与同化物分配的影响[J]. 干旱区研究, 2022, 39(3): 893-899. [Shang Jiazhou, Zhao Yuqi, Wang Weifeng, et al. Response of drought on water and nitrogen utilization and carbohydrate distribution of *Populus × euramericana* 'Biyu' cuttings[J]. Arid Zone Research, 2022, 39(3): 893-899.]

[10] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.

[11] 汤东, 程平, 杨建军, 等. 天山北坡山前植物对干旱胁迫的生理响应[J]. 干旱区研究, 2021, 38(6): 1683-1694. [Tang Dong, Cheng Ping, Yang Jianjun, et al. Physiological responses of plants to drought stress in the Northern Piedmont, Tianshan Mountains [J]. Arid Zone Research, 2021, 38(6): 1683-1694.]

[12] Liu G F, Freschet G T, Pan X, et al. Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems[J]. New Phytologist, 2010, 188(2): 543-553.

[13] Craine J M, Lee W G, Bond W J, et al. Environmental constraints on a global relationship among leaf and root traits of grasses[J]. Ecology, 2005, 86(1): 12-19.

[14] Lozano Y M, Aguilar T C A, Flaig I C, et al. Root trait responses to drought are more heterogeneous than leaf trait responses[J]. Functional Ecology, 2020, 34(11): 2224-2235.

[15] Reich P B, Tjoelker M G, Walters M B, V et al. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light [J]. Functional Ecology, 1998, 12(3): 327-338.

[16] Eissenstat D M, Wells C E, Yanai R D, et al. Building roots in a

changing environment: implications for root longevity[J]. New Phytologist, 2000, 147(1): 33–42.

[17] 荆瑞雪, 张波, 郭平林, 等. 不同生境下骆驼刺与花花柴生态化学计量学特征的比较[J]. 生态学杂志, 2020, 39(3): 733–740. [Jing Ruixue, Zhang Bo, Guo Pinglin, et al. The ecological stoichiometric characteristics of *Alhagi sparsifolia* and *Karelinia caspia* in different habitats[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(3): 733–740.]

[18] 曾凡江, 张希明, 李小明. 骆驼刺植被及其资源保护与开发的意义[J]. 干旱区地理, 2002, 25(3): 286–288. [Zeng Fanjiang, Zhang Ximing, Li Xiaoming. Study on the characteristics of *Alhagi* and its impact on resource protection and development[J]. Aird Land Geography, 2002, 25(3): 286–288.]

[19] 罗维成, 曾凡江, 刘波, 等. 疏叶骆驼刺根系对土壤异质性和种间竞争的响应[J]. 植物生态学报, 2012, 36(10): 1015–1023. [Luo Weicheng, Zeng Fanjiang, Liu Bo, et al. Response of root systems to soil heterogeneity and interspecific competition in *Alhagi sparsifolia*[J]. Chinese Journal of Plant Ecology 2012, 36(10): 1015–1023.]

[20] 李向义, 张希明, 何兴元, 等. 沙漠–绿洲过渡带四种多年生植物水分关系特征[J]. 生态学报, 2004, 24(6): 1164–1171. [Li Xiangyi, Zhang Ximing, He Xingyuan, et al. Water relation characteristics of four perennial plant species growing in the transition zone between oasis and open desert[J]. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(6): 1164–1171.]

[21] 黄彩变, 曾凡江, 雷加强. 骆驼刺幼苗生长和功能性状对不同水氮添加的响应[J]. 草业学报, 2016, 25(12): 150–160. [Huang Caibian, Zeng Fanjiang, Lei Jiaqiang. Growth and functional trait responses of *Alhagi sparsifolia* seedlings to water and nitrogen addition[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2016, 25(12): 150–160.]

[22] 曾凡江, 郭海峰, 刘波, 等. 疏叶骆驼刺幼苗根系生态学特性对水分处理的响应[J]. 干旱区研究, 2009, 26(6): 852–858. [Zeng Fanjiang, Guo Haifeng, Liu Bo, et al. Response of ecological properties of roots of *Alhagi sparsifolia* Shap. seedlings to different irrigation treatments[J]. Arid Zone Research, 2009, 26(6): 852–858.]

[23] 张晓蕾, 曾凡江, 刘波, 等. 不同土壤水分处理对疏叶骆驼刺幼苗光合特性及干物质积累的影响[J]. 干旱区研究, 2010, 27(4): 649–655. [Zhang Xiaolei, Zeng Fanjiang, Liu Bo, et al. Effects of different soil moisture treatments on the photosynthesis and dry matter accumulation of *Alhagi sparsifolia* seedlings[J]. Arid Zone Research, 2010, 27(4): 649–655.]

[24] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 194–260. [Li Hesheng. Plant Physiology and Biochemistry Experimental Principles and Techniques[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 194–260.]

[25] 雷蕾, 刘贤德, 王顺利, 等. 祁连山高山灌丛生物量分配规律及其与环境因子的关系[J]. 生态环境学报, 2011, 20(11): 1602–1607. [Lei Lei, Liu Xiande, Wang Shunli, et al. Assignment rule of alpine shrubs biomass and its relationships to environmental factors in Qilian Mountains[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2011, 20(11): 1602–1607.]

[26] 何维明. 水分因素对沙地柏实生苗水分和生长特征的影响[J]. 植物生态学报, 2001, 25(1): 11–16. [He Weiming. Effects of water factor on hydraulic and growth characteristics of *Sabina vulgaris* seedlings[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2001, 25(1): 11–16.]

[27] 张媛媛, 孟欢欢, 周晓兵, 等. 不同生境/萌发类型尖喙牻牛儿苗生物量分配特征[J]. 干旱区研究, 2022, 39(2): 541–550. [Zhang Yuanyuan, Meng Huanhuan, Zhou Xiaobing, et al. Biomass allocation patterns of an ephemeral species (*Erodium oxyrhinchum*) in different habitats and germination types in the Gurbantunggut Desert, China[J]. Arid Zone Research, 2022, 39(2): 541–550.]

[28] Maltchik L, Rolon A S, Schott P. Effects of hydrological variation on the aquatic plant community in a floodplain palustrine wetland of southern Brazil[J]. Limnology, 2007, 8(1): 23–28.

[29] Xia J B, Zhang S Y, Li T, et al. Effect of continuous cropping generations on each component biomass of poplar seedlings during different growth periods[J]. The Scientific World Journal, 2014(2): 618421.

[30] 吴敏, 张文辉, 周建云, 等. 干旱胁迫对栓皮栎幼苗细根的生长与生理生化指标的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(15): 4223–4233. [Wu Ming, Zhang Wenhui, Zhou Jianyun, et al. Effects of drought stress on growth, physiological and biochemical parameters in fine roots of *Quercus variabilis* Bl. seedlings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(15): 4223–4233.]

[31] 朱铁霞, 高阳, 高凯, 等. 干旱胁迫下菊芋各器官生物量及物质分配规律[J]. 生态学报, 2019, 39(21): 8021–8026. [Zhu Tiexia, Gao Yang, Gao Kai, et al. Organ biomass and resource allocation in response to drought stress in *Jerusalem artichoke*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(21): 8021–8026.]

[32] 陈明涛, 赵忠. 干旱对4种苗木根系特征及各部分物质分配的影响[J]. 北京林业大学学报, 2011, 33(1): 16–22. [Chen Mingtao, Zhao Zhong. Effects of drought on root characteristics and mass allocation in each part of seedlings of four tree species[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2011, 33(1): 16–22.]

[33] 李善家, 苏培玺, 张海娜, 等. 荒漠植物叶片水分和功能性状特征及其相互关系[J]. 植物生理学报, 2013, 49(2): 153–160. [Li Shanjia, Su Peixi, Zhang Haina, et al. Characteristics and relationships of foliar water and leaf functional traits of desert plants[J]. Plant Physiology Journal 2013, 49(2): 153–160.]

[34] Wilson K B, Baldocchi D D, Hanson P J. Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest[J]. Tree Physiology, 2000, 20(9): 565–578.

[35] Eissenstat D M, Caldwell M. Competitive ability is linked to rates of water extraction[J]. Oecologia, 1988, 75(1): 1–7.

[36] 高丽, 杨劼, 刘瑞香. 不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株叶片形态结构及生理生化特征[J]. 应用生态学报, 2010, 21(9):

2201–2208. [Gao Li, Yang Jie, Liu Ruixiang. Leaf morphological structure and physiological and biochemical characteristics of female and male *Hippophae rhamnoides* subsp, sinensis under different soil moisture condition[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(9): 2201–2208.]

[37] 朱军涛, 李向义, 张希明, 等. 灌溉对疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)幼苗光合生理指标及渗透物质的影响[J]. 中国沙漠, 2009, 29(4): 697–702. [Zhu Juntao, Li Xiangyi, Zhang Ximing, et al. Effect of irrigation on photosynthetic physiology characteristics and osmolytes of *Alhagi sparsifolia*[J]. Journal of Desert Research, 2009, 29(4): 697–702.]

[38] 李嘉珞, 郭米山, 高广磊, 等. 沙地樟子松菌根化幼苗对干旱胁迫的生理响应[J]. 干旱区研究, 2021, 38(6): 1704–1712. [Li Jialuo, Guo Mishan, Gao Guanglei, et al. Physiological responses of mycorrhizal seedlings of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* to drought stress[J]. Arid Zone Research, 2021, 38(6): 1704–1712.]

[39] Eissenstat D, Yanai R. The ecology of root lifespan[J]. Advances in Ecological Research, 1997, 27: 1–60.

[40] Silva E N, Ferreira-Silva S L, Viégas R A, et al. The role of organic and inorganic solutes in the osmotic adjustment of drought-stressed Jatropha curcas plants[J]. Environmental and Experimental Botany, 2010, 69(3): 279–285.

[41] 罗婷, 裴艳辉. 乳油木幼苗对不同水分胁迫强度的生理响应[J]. 西部林业科学, 2020, 49(6): 21–27. [Luo Ting, Pei Yanhui. Physiological response of *Vitellaria paradora* seedlings to different water stress intensity[J]. Journal of West China Forestry Science, 2020, 49(6): 21–27.]

[42] 张美云, 钱吉, 郑师章. 渗透胁迫下野生大豆游离脯氨酸和可溶性糖的变化[J]. 复旦学报(自然科学版), 2001, 40(5): 558–561. [Zhang Meiyun, Qian Ji, Zheng Shizhang. Studies on free proline and soluble sugar of wild soybeans (*Glycine soja*) under osmotic stress[J]. Journal of Fudan University, 2001, 40(5): 558–561.]

[43] 马洋, 王雪芹, 韩章勇, 等. 风蚀沙埋对疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)和花花柴(*Karelinia caspica*)幼苗的生理影响[J]. 中国沙漠, 2015, 35(5): 1254–1261. [Ma Yang, Wang Xueqin, Han Zhangyong, et al. Effect of wind erosion and sand burial on physiological characters in *Alhagi sparsifolia* and *Karelinia caspica* seedlings in the southern margin of the Taklimakan Desert[J]. Journal of Desert Research, 2015, 35(5): 1254–1261.]

[44] Hodges D M, Delong J M, Fomey C F, et al. Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds[J]. Planta, 1999, 207(4): 604–611.

[45] 刘金环, 曾德慧, Lee D K. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系[J]. 生态学杂志, 2006, 25(8): 921–925. [Liu Jinhuan, Zeng Dehui, Lee D K. Leaf traits and their interrelationships of main plant species in southeast Horqin sandy land[J]. Chinese Journal of Ecology, 2006, 25(8): 921–925.]

[46] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies[J]. New Phytologist, 1999, 143(1): 155–162.

[47] 赵广帅, 刘珉, 石培礼, 等. 羌塘高原降水梯度植物叶片、根系性状变异和生态适应对策[J]. 生态学报, 2020, 40(1): 295–309. [Zhao Guangshuai, Liu Min, Shi Peili, et al. Variation of leaf and root traits and ecological adaptive strategies along a precipitation gradient on Changtang Plateau[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(1): 295–309.]

[48] 丁红, 张智猛, 戴良香, 等. 不同抗旱性花生品种的根系形态发育及其对干旱胁迫的响应[J]. 生态学报, 2013, 33(17): 5169–5176. [Ding Hong, Zhang Zhimeng, Dai Liangxiang, et al. Responses of root morphology of peanut varieties differing in drought tolerance to waterdeficient stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(17): 5169–5176.]

[49] Chen C W, Yang Y W, Lur H S, et al. A novel function of abscisic acid in the regulation of rice (*Oryza sativa* L.) root growth and development[J]. Plant and Cell Physiology, 2006, 47(1): 1–13.

Effects of drought stress on growth and physiology of *Alhagi sparsifolia* seedlings

XU Mengqi[1,2,3,4], GAO Yanju[1,2,3,4], ZHANG Zhihao[1,2,3],
HUANG Caibian[1,2,3], ZENG Fanjiang[1,2,3,4]

(1. Xinjiang Key Laboratory of Desert Plant Roots Ecology and Vegetation Restoration, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China; 2. State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China; 3. Cele National Station of Observation and Research for Desert Grassland Ecosystem in Xinjiang, Cele 848300, Xinjiang, China; 4. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Leaves and roots respond to drought stress through morphological, physiological, and biomass accumulation changes. *Alhagi sparsifolia* is the dominant plant in the desert-oasis transition zone of Cele. We analyzed the characteristics of growth and physiological changes in leaves and roots of 1−year-old *A. sparsifolia* seedlings through a pot experiment. Results revealed the adaptive strategy of *A. sparsifolia* to drought stress. We simulated three water conditions (CK is well-watered: 70%−75% field capacity (FC); W_1 is mild stress: 50%−55% FC; W_2 is severe stress: 25%−30% FC). The results show the following: (1) Drought significantly inhibited the growth of the aboveground and underground tissues of *A. sparsifolia.* The main manifestations are: leaf area, root length, root surface area, root tissue density, and soluble sugar content of leaves and roots decreased significantly under stress ($P < 0.05$). The leaf tissue density, leaf dry matter content, specific root length, proline and malondialdehyde contents of leaf and root increased. (2) In the early growth stage, the aboveground biomass of *A. sparsifolia* under all treatments was relatively high (root-shoot ratios under CK, W_1, and W_2 were 0.43 ± 0.14, 0.59 ± 0.1, and 0.83 ± 0.83), while in the late growth stage, the below-ground biomass under all treatments was relatively high. The root-shoot ratio was the highest under severe stress (3.12 ± 0.32). The results indicate that A. sparsifolia enhanced the investment of resources underground in the late growth stage, and the resource allocation characteristic is more obvious under severe drought stress. (3) Pearson-correlation analysis showed that there was a significant tradeoff between core traits related to leaf morphology and root physiology in *A. sparsifolia* ($P < 0.05$). Meanwhile, the leaf and root had synergistic changes in physiological metabolism. The results preliminary indicate the adaptive characteristics and *A. sparsifolia* seedlings under drought exhibit high dry matter storage, defense capacity, and low water consumption. *A. sparsifolia* can coordinate the resource allocation relationship between leaves and roots. At the same time, with drought stress time increased, the adaptive strategy of slow investment and conservative growth of *A. sparsifolia* was gradually formed. The results provide a reference for the restoration and management of desert vegetation in this region.

Keywords: *Alhagi sparsifolia*; drought stress; morphological traits; biomass; leaf and root; adaptive strategy